DOI:10.11931/guihaia.gxzw202301003

中亚热带典型岩溶森林植物多样性与环境因子关系的研究

林海丽[1,2]，袁柯伟[1,2]，梁志慧[1,2]，李玉玲[1,2]，梁士楚[1,2*]
（1. 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室，广西 桂林 541006；
2. 广西师范大学 生命科学学院，广西 桂林 541006）

摘要：为深入了解岩溶石山森林植被物种多样性和功能多样性及其与环境因子的关系，该研究通过群落学调查、功能性状和环境因子的测定，结合方差分析、多重比较和冗余分析等统计方法，对桂林岩溶石山落叶阔叶林、常绿落叶阔叶混交林和常绿阔叶林的物种多样性和功能多样性进行对比分析，探究环境因子对不同植被类型物种多样性与功能多样性的影响机制。结果表明：（1）常绿阔叶林的 Patrick 丰富度指数显著高于落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林；Pielou 均匀度指数在常绿落叶阔叶混交林最高，落叶阔叶林次之，常绿阔叶林最低。（2）常绿阔叶林的功能丰富度指数显著高于常绿落叶阔叶混交林和落叶阔叶林；功能均匀度指数在常绿落叶阔叶混交林中最高、落叶阔叶林次之、常绿阔叶林最低。（3）冗余分析结合蒙特卡洛随机置换检验结果表明落叶阔叶林物种多样性主要受林冠开阔度和土壤水溶钙影响；功能多样性则受到土壤水溶钙和岩石裸露率的影响；岩石裸露率和土壤厚度是影响常绿落叶阔叶混交林物种多样性和功能多样性的主要制约因子，此外，物种多样性还受到土壤速效氮的显著影响；常绿阔叶林物种多样性和功能多样性主要受岩石裸露率、土壤含水量和土壤厚度的显著影响。该研究结果揭示了不同森林植被物种多样性和功能多样性对非生物环境变化的响应，拓展了对于岩溶石山物种多样性和功能多样性的认识，为岩溶石山生物多样性保护提供进一步的参考依据。

关键词：森林群落，物种多样性，功能多样性，岩溶石山，环境因子

Relationship between plant diversity and environmental factors of typical subtropical karst forests in China

LIN Haili[1,2], YUAN Kewei[1,2], LIANG Zhihui[1,2], LI Yuling[1,2], LIANG Shichu[1,2*]
(1. *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environment Protection*, *Ministry of Education*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *College of Life Sciences, Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: In order to gain insight into the species diversity and functional diversity of forest vegetation in karst hills and their relationship with environmental factors. We analyzed the species diversity and functional diversity of deciduous broad-leaved forest, mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest, and evergreen broad-leaved forest in karst hills of Guilin through community investigation, determination of functional traits and environmental factors. And in combination with statistical methods such as one way analysis of variance, multiple comparisons, and redundancy analysis to investigate the impact mechanisms of environmental factors on the species diversity and functional diversity of different vegetation types. The results were as follows: (1) the Patrick richness index was significantly higher in evergreen broad-leaved forest than in deciduous broad-leaved forest and mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest. The Pielou

基金项目：国家自然科学基金项目(31860124，32260283)；广西自然科学基金（面上项目）。

第一作者：林海丽（1998-），硕士研究生，研究方向为植物生态学，（E-mail）linn202211@163.com。
***通信作者：**梁士楚，博士，教授，主要从事植物生态学和湿地生态学研究，（E-mail）gxlsc@sina.com。

evenness index of mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest was the highest, followed by deciduous broad-leaved forest and lowest in evergreen broad-leaved forest. (2) The functional richness index of evergreen broad-leaved forest was significantly higher than that of mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest and deciduous broad-leaved forest; the functional evenness index was the highest in mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest, the second in deciduous broad-leaved forest, and the lowest in evergreen broad-leaved forest. (3) Redundancy analysis combined with Monte Carlo random replacement test results indicated that species diversity of deciduous broad-leaved forest was mainly affected by canopy openness and soil water-soluble calcium. Functional diversity was affected by soil water-soluble calcium and rock exposure rate. Rock exposure rate and soil thickness were main restricting factors that affect species diversity and functional diversity of mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest. In addition, species diversity was significantly affected by soil available nitrogen. The influencing factors of species diversity and functional diversity of evergreen broad-leaved forest were consistent, and they were all significantly affected by rock exposure rate, soil water content and soil thickness. The results of this study reveal the effects of species diversity and functional diversity of different forest vegetation on non-biological environmental changes, expand the understanding of species diversity and functional diversity of karst hills, and provide further reference basis for biodiversity protection of karst hills.

Key words: forest community, species diversity, functional diversity, karst hills, environmental factors.

随着人类活动强度的日益增加，生物多样性对生态系统功能的影响已经成为当前生态学最为关注的领域之一（Naeem et al., 2008）。物种多样性是生物多样性研究的核心内容之一，物种的组成和丰富度的变化可以表征生物群落和生态系统的结构复杂性，并能体现群落结构、组织水平、发展阶段、稳定程度和生境差异，是揭示植被组织水平的生态基础（马克平等，1995）。一直以来，环境因素如何影响物种多样性是一个重要的生态学问题（许涵等，2013；Weigel et al., 2019）。如黄甫昭等（2016）对弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性的研究表明，随着相对海拔增高光照条件逐渐改善，物种多样性在海拔梯度中间位置达到峰值；但上升到一定程度高度之后，水分条件变差，物种多样性降低；盘远方等（2021 b）对岩溶石山灌丛物种多样性随坡向梯度变化的研究表明，由于不同坡向形成的光照、水分和养分条件的差异，阴坡物种多样性大于阳坡物种多样性。

功能多样性作为量化物种性状多样性及功能的一个重要指标，其通过不同物种的性状特征来反映植物在生态系统中的功能差异及其分布范围，考虑了共存物种之间的互补性和冗余性（Sandra et al., 2001），从而将物种性状的功能多样性与生态系统服务和作用更好地联系起来（Petchey & Gaston, 2006）。研究表明，与物种多样性一样，功能多样性与生态系统功能有着密切的关系（Flynn et al., 2011）。如通过量化群落功能多样性在不同生境下的植被类型的变化特征，能够指示其物种性状分布的趋异/同程度，对于揭示环境变化造成的群落内物种的性状分布与功能具有重要的指导意义（赵耀等，2018）。目前，针对功能多样性的分析主要包含三个基本的方面，即功能丰富度、功能均匀度和功能分散度（Mason et al., 2005）。应用较广泛的指数有功能丰富度指数（functional richness, FRic）、功能均匀度指数（functional evenness, FEve）、功能分散度指数（functional divergence, FDiv）等（韩涛涛等，2021）。功能丰富度和功能均匀度经常被认为与群落构建过程或者生态系统功能有关（Mouchet et al., 2010, Mouillot et al., 2011）。如低的功能丰富度或功能均匀度则意味着某种环境条件下，物种无法生存，生态位空间利用不足，导致群落的生产力和生态系统稳定性下降，在应对环境

波动或干扰时其缓冲能力也降低。

岩溶石山是由降水和地下水作用于碳酸基岩而产生的独特地形（Zhang et al., 2010）。桂林地处我国西南喀斯特地区，岩溶发育典型且强烈，生物多样性较丰富，植被类型富有特色。其落叶阔叶林是亚热带岩溶石山的主要植被类型之一，具有明显的季节性特征。常绿落叶阔叶混交林由常绿物种和落叶物种组合而成，作为桂林岩溶石山生态系统的主体，在恢复和保护岩溶森林生态系统中具有难以替代的作用和地位。常绿阔叶林，是亚热带湿润地区由常绿物种组成的地带性森林植被类型，群落外貌终年常绿，在维护岩溶石山的生态环境方面起着重要的功能作用。目前在岩溶生态系统中已开展了不少有关物种共存及生物多样性格局方面的研究（李瑞等，2016；盘远方等，2021a；谭卫宁等，2022），但大多数主要集中在单一植被类型/单一维度的物种多样性/功能多样性与环境因子相关性领域的探索，而基于不同森林植被类型的物种多样性结合功能多样性特征及其与环境因子耦合关系的研究确鲜见报道。基于上述背景，本研究以桂林岩溶石山落叶阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、常绿阔叶林为研究对象，运用方差分析、多重比较和冗余分析等方法探讨岩溶石山不同植被类型物种多样性和功能多样性的差异及其影响因子，拟解决以下科学问题：（1）物种多样性和功能多样性随不同植被类型有何变化规律；（2）影响各森林植被物种多样性和功能多样性的主要环境因子有哪些？本研究结果可进一步丰富桂林岩溶石山森林植被及生物多样性的保护管理理论，并为岩溶石山退化植被的生态修复提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于广西壮族自治区桂林市，地处 110°14′—110°42′ E，24°43′—25°20′ N。桂林市岩溶石山地貌发育典型，地势地形复杂且多变，环境容纳量低，岩石裸露高，成土速度慢，土层浅薄，土壤蓄水能力差，生境异质性高。气候属中亚热带湿润季风气候，雨量充沛，气候温和，年平均气温 18~19 ℃，最冷月 1 月份的平均气温 8 ℃，最热月 8 月份的平均气温 28 ℃，全年无霜期达 309 d；年平均降水量 1 856.7 mm，呈现年内分配不均和，秋、冬季干燥少雨等特点；年平均蒸发量 1 458.4 mm（盘远方等，2023）。研究区的森林植被组成种类乔木有青冈（*Quercus glauca*）、朴树（*Celtis sinensis*）、大叶榉树（*Zelkova schneideriana*）、黄梨木（*Boniodendron minus*）、南酸枣（*Choerospondias axillaris*）、粗糠柴（*Mallotus philippensis*）等，灌木有红背山麻秆（*Alchornea trewioides*）、九里香（*Murraya exotica*）、石岩枫（*Mallotus repandus*）、雀梅藤（*Sageretia thea*）等，草本有刺头复叶耳蕨（*Arachniodes aristata*）、庐山香科科（*Teucrium pernyi*）、沿阶草（*Ophiopogon bodinieri*）等。

1.2 样地设置与群落学调查

于 2019—2021 年，在桂林市灵川县毛村、永福县龙村、阳朔县碑头村的岩溶石山分别设置 1 个 1 hm^2 样地。将每个样地划分为 25 个 20 m×20 m 的基本样方来进行群落学调查，乔木层、灌木层和草本层的样方大小分别为 20 m×20 m、5 m×5 m 和 1 m×1 m。其中，灌木层样方和草本层样方分别设置在乔木层样方和灌木层样方的四角和中心位置。调查时，对群落中所有胸径/基径大于等于 1 cm 的木本植物都进行每木调查，记录其种名、相对坐标、高度、胸径/基径、冠幅等；草本植物记录每个种的种名、株数、平均高度、盖度等。

1.3 环境因子测定

以每个 20 m×20 m 基本样方为取样单位，在清除土壤表层的枯枝落叶等杂质后，采用五点法用土钻采集 0~20 cm 的土样，待风干处理后进行土壤养分指标的测定。其中，土壤速效氮(available nitrogen，AN, $mg \cdot kg^{-1}$)采用碱解扩散法测定；土壤水溶钙(water-soluble calcium, Ca, $mg \cdot kg^{-1}$)采用氯化锶-火焰分光光度法测定；土壤含水量采用烘干法测定，用环

刀采集土样；土壤厚度采用插钎法测定，即将钢钎垂直插入土壤，以其没入土壤的长度作为土壤厚度；海拔采用可触式智能双星导航仪（Touch 35）测量。土样取样以及土壤厚度和海拔测量的位置均为每个样方的四角和中心，数据取其平均值。坡度是根据海拔高度计算而得（盘远方等，2023）。岩石裸露率为样方地表的基岩面积与样方面积的比值（林红玲等，2021）。林冠开阔度采用半球面影像法测量，即在每个样方中心，用外接 180°鱼眼镜头的数码相机（Canon EOS 5D）在离地面 1.3 m 处朝上拍摄林冠层半球面影像，通过 Gap Light Analyzer (GLA)软件对半球面影像进行分析，从而获得林冠开阔度等数据。不同森林植被类型的环境概况如表 1 所示。

表 1 不同森林植被类型的环境概况

Table 1 Habitat characteristics of different forest vegetation types

环境因子 Environment factor	落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	常绿落叶阔叶混交林 Evergreen deciduous broad-leaved mixed forest	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest
海拔 Elevation (m)	207 ± 12	215 ± 18	216 ± 15
坡度 Slope (°)	35 ± 11	36 ± 7	32 ± 7
坡向 Slope aspect	阴坡 Shady slope	阴坡 Shady slope	阴坡 Shady slope
岩石裸露率 Rock exposed rate (%)	72 ± 17	78 ± 15	32 ± 10
土壤含水量 Soil water content (%)	5 ± 2	14 ± 3	25 ± 5
土壤厚度 Soil thickness (cm)	29 ± 10	19 ± 10	32 ± 14
林冠开阔度 Canopy openness (%)	9 ± 3	15 ± 2	14 ± 1
速效氮含量 Available nitrogen ($mg·kg^{-1}$)	371 ± 64	345 ± 99	210 ± 35
水溶钙含量 Water-soluble calcium ($mg·kg^{-1}$)	124 ± 40	168 ± 97	144 ± 58

1.4 植物功能性状取样与测定

对样方内所有胸径/基径大于等于 1 cm 的木本植物个体，选取其树冠顶端 3 片向阳的、完整且成熟的叶片以及 3 根长约 10 cm、直径约 1 cm 的非当年生枝条作为样品，放入密封袋内并迅速带回实验室。功能性状测定方法参考 Pérez-Harguindeguy 等（2013）提出的标准协议。其中，叶绿素含量（SPAD）采用 SPAD-502 叶绿素仪（SPAD-502 Plus, Konica Minolta, Japan）测定；叶片厚度采用精度为 0.01 mm 的电子数显卡尺（SF 2000，Guilin, China）测量，每个叶片避开叶片主脉测量其前端、中端和末端，然后将三者的平均值作为所测叶片的叶厚度（mm）；叶干物质含量用精度为 0.000 1 g 的电子天秤（BSM-220.4, Zhuojing, China）称量叶片鲜重，然后将叶片编号置于 80 ℃烘箱中烘至恒重，称量并记录其叶片干重，叶片干重（g）与叶片鲜重（g）的比值即叶干物质含量；木材密度以测定的枝条密度来代替，即

将枝条样品削去表皮后，利用量筒排水法测其体积，然后将枝条放入 80 ℃烘箱中烘至恒重，称量并记录其干重，枝条干重与体积的比值即为木材密度（$g\cdot cm^{-3}$）。

1.5 数据分析方法

1.5.1 重要值计算

乔木层和灌木层植物重要值的计算公式如下（林红玲等，2021）：

乔木重要值=（相对多度+相对显著度+相对频度）/3

灌木重要值=（相对多度+相对频度）/2

1.5.2 物种多样性

物种多样性采用 Patrick 丰富度指数和 Pielou 均匀度指数，具体的计算方法和公式如下（张金屯等，2004）：

（1）Partick 丰富度指数：

$$\text{Patrick}=S$$

（2）Pielou 均匀度指数：

$$\text{Pielou}=-\sum P_i \ln P_i / \ln S$$

式中：S 为样地内各样方中的物种数目；P_i 为第 i 个物种的株数在群落中所占比率，i=1,2,3，…。

1.5.3 功能多样性

功能多样性指数根据叶干物质含量、叶绿素含量、叶厚度和木材密度 4 个指标，通过物种多度加权来计算，包括功能丰富度（FRic）和功能均匀度（FEve），具体计算公式如下（Petchey & Gaston, 2002）：

（1）功能丰富度指数（FRic）：

$$FR_{ic}=\frac{SF_{ci}}{R_c}$$

式中，SF_{ci} 为物种在群落中占据的生态位空间，R_c 代表性状|c|的范围。

（2）功能均匀度指数（FEve）：

$$EW_i=\frac{dist(i,j)}{w_i+w_j}$$

$$PEW_i=\frac{EW_i}{\sum_{i=1}^{S-1} EW_i}$$

$$FE_{ve}=\frac{\sum_{i=1}^{S-1}\min\left(PEW_i,\frac{1}{S-1}\right)-\frac{1}{s-1}}{1-\frac{1}{S-1}}$$

式中，S 为群落物种数，EW_i 是均匀度权重，$dist(i,j)$ 是物种 i 和物种 j 的欧式距离，W_i 是物种 i 的相对多度，i 为分支长，PEW_i 为物种 i 的加权均匀度。

1.5.3 统计分析

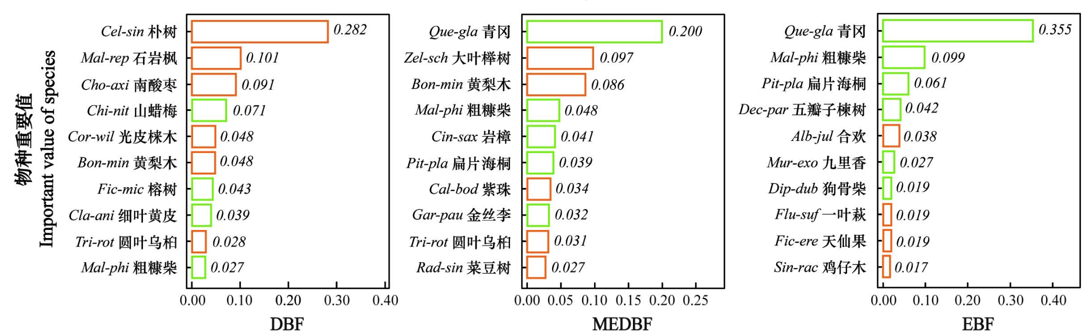
采用方差分析（one-way analysis of variance, ANOVA）和 Tukey HSD 检验对不同森林植被物种多样性和功能多样性指数进行分析，对物种多样性与功能多样性和环境因子数据进行冗余分析（redundancy analysis, RDA），分析环境因子对物种多样性和功能多样性的影响。

通过 RDA 排序以及蒙特卡洛置换检验确定各个解释变量对物种多样性和功能多样性的影响显著性。所有统计分析及绘图均采用 R 4.0.5 软件来进行。

2 结果与分析

2.1 群落物种组成

桂林岩溶石山 3 种森林植被中共记录植物 151 种，隶属 47 科 105 属。其中，落叶阔叶林有 63 种，隶属 33 科 58 属，分别占总数的 41.72%、70.21%、55.24%；乔木层主要优势种包括朴树、石岩枫、南酸枣和山蜡梅（*Chimonanthus nitens*）等；灌木层主要优势种包括红背山麻秆、九里香、石岩枫等；藤本则以龙须藤（*Phanera championii*）和老虎刺（*Pterolobium punctatum*）为主要优势种。常绿落叶阔叶混交林有 91 种，隶属 38 科 67 属，分别占 60.26%、80.85%、63.81%；乔木层主要优势种包括青冈、大叶榉树、黄梨木等；灌木层主要优势种包括红背山麻秆、紫珠（*Callicarpa bodinieri*）、粗糠柴等；藤本以龙须藤为主要优势种。常绿阔叶林有 84 种，隶属 35 科 66 属，分别占 55.63%、74.47%、62.86%；乔木层主要优势物种为青冈、粗糠柴、扁片海桐（*Pittosporum planilobum*）和五瓣子楝树（*Decaspermum parviflorum*）等；灌木层主要优势种为粗糠柴、红背山麻秆和扁片海桐等；藤本以龙须藤为主，主要的木本植物种类如图 1 所示。样方中的木本植物个体总数共有 11 546 株，其中乔木 5 784 株，灌木 5 312 株，藤本 450 株；落叶阔叶林 2 940 株，常绿落叶阔叶混交林 1 605 株，常绿阔叶林 7 001 株，即不同森林植被的木本植物个体总数变化较大。



注：***Cel-sin.*** 朴树；***Mal-rep.*** 石岩枫；***Cho-axi.*** 南酸枣；***Chi-nit.*** 山蜡梅；***Cor-wil.*** 光皮梾木；***Bon-min.*** 黄梨木；***Fic-mic.*** 榕树；***Cla-ani.*** 细叶黄皮；***Tri-rot.*** 圆叶乌桕；***Mal-phi.*** 粗糠柴；***Que-gla.*** 青冈；***Zel-sch.*** 大叶榉树；***Mal-phi.*** 粗糠柴；***Cin-sax.*** 岩樟；***Pit-pla.*** 扁片海桐；***Cal-bod.*** 紫珠；***Gar-pau.*** 金丝李；***Rad-sin.*** 菜豆树；***Dec-par.*** 五瓣子楝树；***Alb-jul.*** 合欢；***Mur-exo.*** 九里香；***Dip-dub.*** 狗骨柴；***Flu-suf.*** 一叶萩；***Fic-ere.*** 天仙果；***Sin-rac.*** 鸡仔木；**DBF.** 落叶阔叶林；**MEDBF.** 常绿落叶阔叶混交林；**EBF.** 常绿阔叶林。

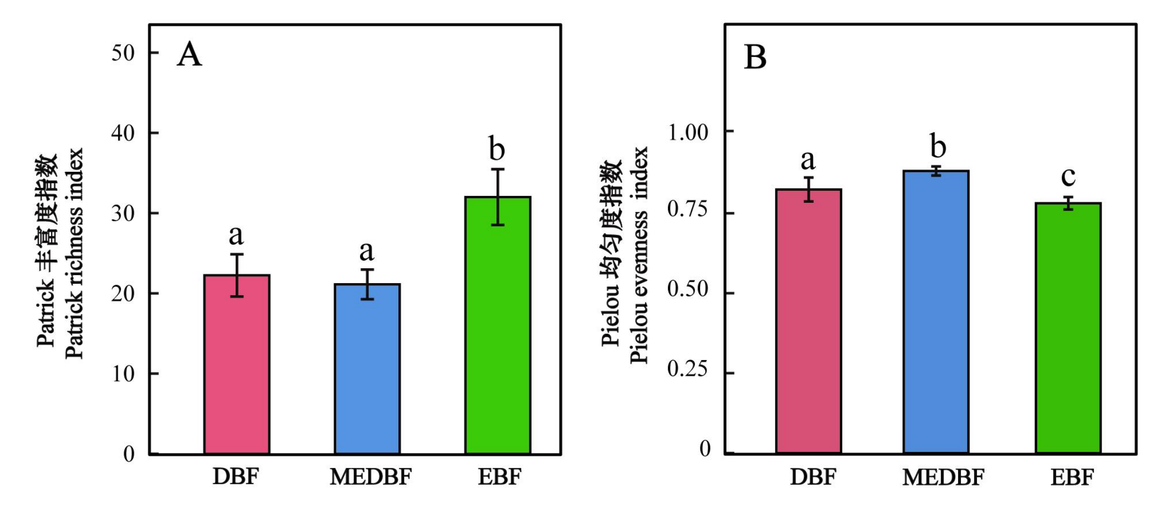
Note: ***Cel-sin.*** *Celtis sinensis*; ***Mal-rep.*** *Mallotus repandus*; ***Cho-axi.*** *Choerospondias axillaris*; ***Chi-nit.*** *Chimonanthus nitens*; ***Cor-wil.*** *Cornus wilsoniana*; ***Bon-min.*** *Boniodendron minus*; ***Fic-mic.*** *Ficus microcarpa*; ***Cla-ani.*** *Clausena anisum-olens*; ***Tri-rot.*** *Triadica rotundifolia*; ***Mal-phi.*** *Mallotus philippensis*; ***Que-gla.*** *Quercus glauca*; ***Zel-sch.*** *Zelkova schneideriana*; ***Mal-phi.*** *Mallotus philippensis*; ***Cin-sax.*** *Cinnamomum saxatile*; ***Pit-pla.*** *Pittosporum planilobum*; ***Cal-bod.*** *Callicarpa bodinieri*; ***Gar-pau.*** *Garcinia paucinervis*; ***Rad-sin.*** *Radermachera sinica*; ***Dec-par.*** *Decaspermum parviflorum*; ***Alb-jul.*** *Albizia julibrissin*; ***Mur-exo.*** *Murraya exotica*; ***Dip-dub.*** *Diplospora dubia*; ***Flu-suf.*** *Flueggea suffruticosa*; ***Fic-ere.*** *Ficus erecta*; ***Sin-rac.*** *Sinoadina racemosa*; **DBF.** Deciduous broad-leaved forest; **MEDBF.** Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest; **EBF.** Evergreen broad-leaved forest.

图 1 不同森林植被类型主要物种的重要值

Fig. 1 Important values of main species of different forest vegetation types

2.2 物种多样性及其差异性

如图 2 显示，常绿阔叶林的 Patrick 丰富度指数显著高于落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林（P<0.05），且落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林无明显差异（图 2：A）；Pielou 均匀度指数在 3 种森林植被中均存在显著差异性，呈现出常绿落叶阔叶混交林中最高，落叶阔叶林次之，常绿阔叶林最低的规律（图 2：B）。



不同的小写字母表示差异显著（P<0.05）。下同。

Different lowercase letters indicated significant differences (P<0.05). The same below.

图 2 不同森林植被类型的物种多样性

Fig. 2 Species diversity of different forest vegetation types

2.3 功能多样性及其差异性

如图 3 可知，功能丰富度在常绿阔叶林中显著高于常绿落叶阔叶混交林和落叶阔叶林（P<0.05），且常绿落叶阔叶混交林和落叶阔叶林无明显差异（图 3：A）；功能均匀度在常绿落叶阔叶混交林中最高，落叶阔叶林次之，常绿阔叶林最低（图 3：B）。

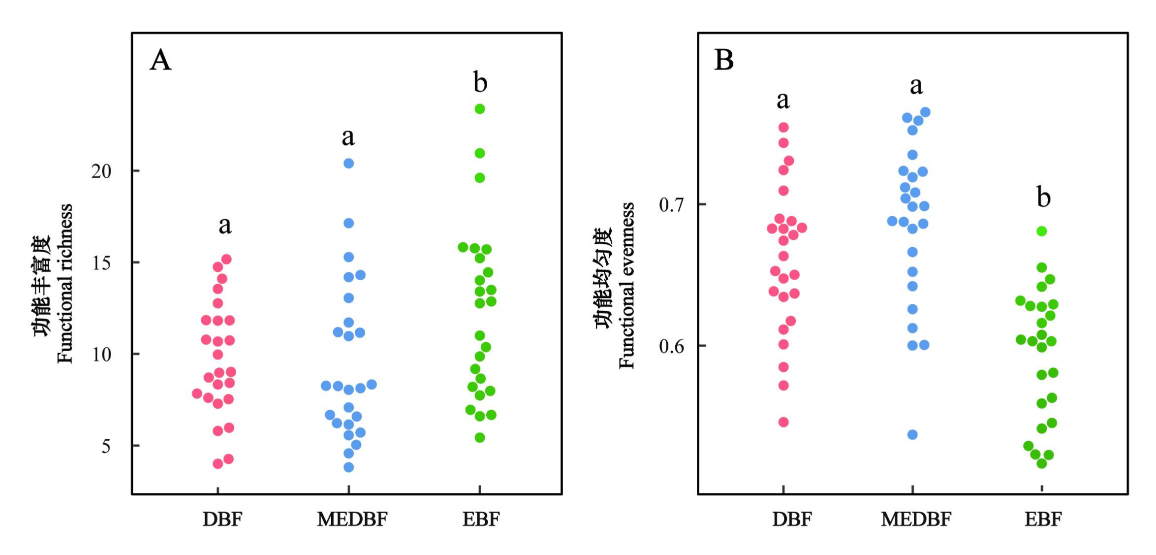


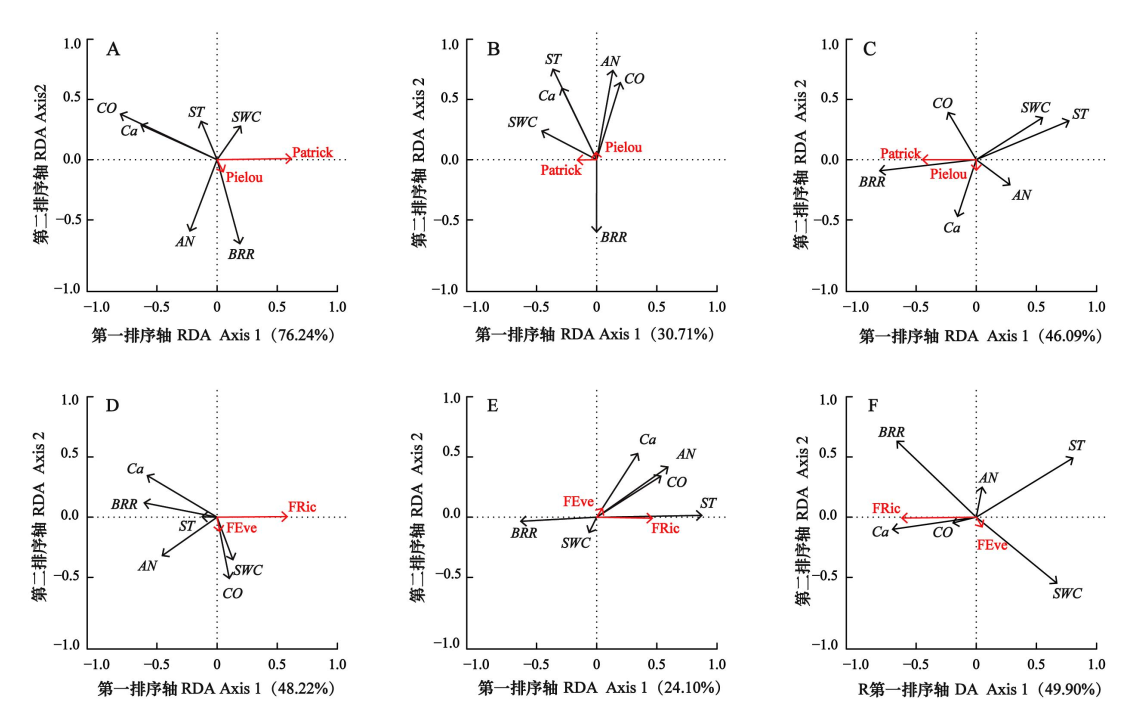
图 3 不同森林植被类型的功能多样性

Fig. 3 Functional diversity of different forest vegetation types

2.4 环境因子对物种多样性与功能多样性的影响

RDA 排序如图 4 综合表 2 结果所示：在落叶阔叶林内，林冠开阔度和土壤水溶钙是物种多样性变化的主要影响因子，解释了 76.24%的物种多样性变化（图 4：A）；岩石岩裸露

和土壤水溶钙是功能多样性变化的显著影响因子，解释了 48.22%的功能多样性变化（图 4：D）。常绿落叶阔叶混交林内，岩石裸露率、土壤速效氮和土壤厚度是影响物种多样性变化的环境因子，功能多样性主要受到岩石裸露率和土壤厚度的影响，解释率分别为 30.71%和 24.10%（图 4：B，E）。常绿阔叶林中，岩石裸露率、土壤含水量和土壤厚度是物种多样性和功能多样性的主要影响因子，分别解释了物种多样性和功能多样性变化的 46.09%和 49.90%（图 4：C，F）。



A. 落叶阔叶林物种多样性；**B.** 常绿落叶阔叶混交林物种多样性；**C.** 常绿阔叶林物种多样性；**D.** 落叶阔叶林功能多样性；**E.** 常绿落叶阔叶混交林功能多样性；**F.** 常绿阔叶林功能多样性。**AN.** 速效氮；**Ca.** 水溶钙；**ST.** 土壤厚度；**CO.** 林冠开阔度；**BRR.**岩石裸露率；**SWC.** 土壤含水量。

A. Species diversity of deciduous broad-leaved forest ; **B.** Species diversity of mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest; **C.** Species diversity of evergreen broad-leaved forest; **D.** Functional diversity of deciduous broad-leaved forest ; **E.** Functional diversity of mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest; **F.** Functional diversity of evergreen broad-leaved forest. **AN.** Available nitrogen; **Ca.** Water-soluble calcium; **ST.** Soil thickness; **CO.** Canopy openness; **BRR.** Rock exposure rate; **SWC.** Soil water content.

图 4 环境因子与物种多样性和功能多样性的关系

Fig. 4 Relationship between environmental factors and species or functional diversity

表 2 环境因子的蒙特卡洛置换检验

Table 2 Monte Carlo permutation test of environmental factors

环境因子 Environmental factor	RDA 排序轴		显著性（*P*）	RDA 排序轴		显著性（*P*）
	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2		轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	
	物种多样性 Species diversity			**功能多样性 Functional diversity**		
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest						
速效氮 AN	-0.877	-0.480	0.305	-0.981	0.195	0.117
水溶钙 Ca	-0.999	0.037	**0.005****	-0.841	-0.541	**0.017***
土壤厚度 ST	-0.979	0.205	0.545	-0.995	-0.096	0.706
林冠开阔度 CO	-0.996	0.092	**0.001*****	0.165	0.986	0.053
岩石裸露率 BRR	0.636	-0.772	0.190	-0.970	-0.242	**0.032***
土壤含水量 SWC	0.936	0.353	0.467	0.346	0.938	0.513
常绿落叶阔叶混交林 Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest						
速效氮 AN	-0.606	-0.796	**0.039***	0.927	0.375	0.081
水溶钙 Ca	-0.627	0.779	0.052	0.930	0.367	0.055
土壤厚度 ST	-0.619	0.786	**0.041***	0.935	0.354	**0.044***
林冠开阔度 CO	0.580	0.814	0.172	0.961	0.278	0.068
岩石裸露率 BRR	0.622	-0.783	**0.037***	-0.955	-0.297	**0.031***
土壤含水量 SWC	-0.640	0.769	0.566	-0.966	-0.258	0.837
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest						
速效氮 AN	0.818	-0.575	0.399	0.472	0.881	0.860
水溶钙 Ca	0.010	-0.999	0.231	-0.999	0.040	0.090
土壤厚度 ST	0.998	0.057	**0.018***	0.989	0.147	**0.028***
林冠开阔度 CO	-0.715	0.700	0.317	-0.987	-0.161	0.704
岩石裸露率 BRR	-0.951	0.308	**0.036***	-0.736	0.677	**0.048***
土壤含水量 SWC	0.979	0.203	**0.044***	0.885	-0.465	**0.035***

注：**AN.** 速效氮；**Ca.** 水溶钙；**ST.** 土壤厚度；**CO.** 林冠开阔度；**BRR.**岩石裸露率；**SWC.** 土壤含水量；***表示 P<0.001；**表示 P<0.01；*表示 P<0.05。

Note：**AN.** Available nitrogen; **Ca.** Water-soluble calcium; **ST.** Soil thickness; **CO.** Canopy openness; **BRR.** Rock exposure rate; **SWC.** Soil water content; ***indicates P<0.001; ** indicates P<0.01; * indicates P<0.05.

3 讨论与结论

3.1 物种多样性随不同森林植被的变化规律

物种多样性是反映一定空间范围内物种的丰富度和均匀度的重要指标，与群落中物种数量及其个体分布密切相关，同时受群落小生境内的地形条件、养分含量及分布是否均匀影响（马志波等，2016；赵娜等，2018；林丽等，2021）。岩溶石山地形破碎，石漠化严重，岩石裸露率高导致土层浅薄，水分、养分分布异质性高。本研究结果表明：常绿阔叶林的 Patrick 丰富度指数显著高于落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林（P<0.05）。在群落调查中发现，与另外 2 种森林植被类型的生境特征相比：常绿阔叶林土壤层相对较厚，土壤含水量丰富，岩石裸露率最低，坡度相对平缓，养分含量分布相对均匀（附录 A）。显然，同其它 2 种森林植被比，常绿阔叶林内的生境条件提供了更优越的资源供给，允许林内能够容纳更多的物种生存，导致了 Patrick 丰富度指数的最高。物种均匀度反映了群落中物种个体数量的分配特征，仅受各物种个体数量分布均匀性的影响，与物种总数无关（刘俊等，2007）。本研究中，常绿落叶阔叶混交林中的 Pielou 均匀度指数最高，落叶阔叶林次之，常绿阔叶林中最低（图 2B）。调查发现，尽管常绿落叶阔叶混交林中的物种种类最丰富（91 种），但林内岩石裸露率最高，土层最薄，微地形复杂，如裂隙、石窝、石沟等小生境类型多且分布不均匀，由此造成土被少且不连续，不利于植物个体的生长发育，1 公顷样地内（25 个 20 m×20 m）植株个体总数为 1 607 株，最低。但在分析 25 个样方数据中发现，小样方间的植株个体数量差距不大，分布均匀。尽管其它 2 种森林植被的生境资源，物种个体总数量优越于常绿落叶阔叶混交林，但样方间的个体分布差异很大，比如在常绿阔叶林中有的样方植株个体数有 538 株，有的样方仅有 184 株。而 Pielou 均匀度指数是针对样地内各小样方间物种个体数目分配均匀程度的计算，与群落内总的物种株数多少没有关系。因此，岩溶石山特殊的生境特色导致样方间个体数的差异大/小，使得常绿落叶阔叶混交林 Pielou 均匀度指数在 3 种不同森林植被中最高。

3.2 功能多样性随不同植被类型的变化规律

功能多样性强调群落中物种功能性状的差异，其大小由物种功能性状的值、范围和分布程度共同决定（薛倩妮等，2015）。其中，功能丰富度反映物种性状所占据的功能空间大小，其高低表示植物对生境内环境资源利用空间范围和群落生产力的大小（刘旻霞等，2022）。本研究发现，常绿阔叶林的功能丰富度最高、落叶阔叶林次之、常绿落叶阔叶混交林最低（图 3：A）；且功能丰富度指数与 Patrick 丰富度指数在 3 种森林植被的变化具有一致性，即功能丰富度随着物种丰富度的升高而升高。研究表明物种多样性可以促进结构多样性，结构多样性会促进多物种共存（Clark, 2010；Ali et al., 2016）；物种多样性高的群落中其性状特征差异性一般概率较高，生态位相对重叠低，进而增加群落内物种所占据的功能空间值的范围。因此，相比落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林，常绿阔叶林内丰富的物种种类（i.e Patrick 丰富度指数最高）能够更加有效地占用样地内的生态位空间。功能均匀度指数是对物种性状平均值在已占据性状空间中是否分布均匀的一个度量（盘远方等，2021 a）。本研究中，常绿落叶阔叶混交林和落叶阔叶林的功能均匀度显著高于常绿阔叶林（图 3：B）且与物种的 Pielou 均匀度指数变化规律具有一致性，意味着常绿落叶阔叶混交林的物种功能性状在已占据的性状空间分布均匀，能有效利用其空间内的资源，不易受到外来入侵植物的侵占。

3.3 物种多样性、功能多样性与环境因子的耦合关系

本研究表明，不同森林植被中环境因子对物种多样性和功能多样性的影响存在一定细小差异，其解释力与不同的林分类型和群落内微生境密切相关。落叶阔叶林内，对物种多样性

起主导作用的环境因子有林冠开阔度和土壤水溶钙（表 2）。光是影响植物生长、存活和分布的重要生态因子。王莉等（2019）研究发现在不同的林分类型中，因林冠结构差异导致林内光环境异质是影响植物物种多样性变化的直接原因。本研究发现落叶阔叶林内林冠开阔度在 3 种森林植被中最低，受林冠层的遮蔽，林内光照强度较弱，使得耐荫能力不强的物种及个体难以存活，降低了林内物种 Patrick 丰富度指数和 Pielou 均匀度指数，与黄润霞等（2020）研究结果相似。土壤水溶钙与物种多样性显著负相关（表 2）。其可能是与岩溶石山特殊的生境形成有关，岩溶石山的主要组分是以石灰岩、白云岩等为主体，而石灰岩的主要成分是碳酸钙，由于多年地下水长期溶蚀，土壤中含有过多的碳酸钙导致了钙对林下物种多样性产生了显著影响。限制因子定律得出生态因子处于低于生物正常生长所需的最小量或者高于生物正常生长所需的最大量时，都对生物生长，繁殖，发育均产生限制影响。显然，土壤中过多的碳酸钙含量对落叶阔叶林植物生长产生了限制，从而对林内物种多样性产生了负向制约。冗余排序分析得出，对常绿落叶阔叶混交林和常绿阔叶林物种多样性影响的环境因子比较类似，均包括岩石裸露率和土壤厚度。在此基础上，常绿落叶阔叶混交林增加了速效氮，常绿阔叶林增加了土壤含水量（表 2）。常绿落叶阔叶混交林内土层最薄，岩石裸露率最高（表 1），这种土、石结合的岩溶二元结构降低了常绿落叶阔叶混交林内物种 Patrick 丰富度指数。此外，速效氮与物种多样性显著负相关，这与曹梦等（2018）的研究相似。植物体内速效氮含量的增加，会使一些喜氮物种占优势，从而限制其它厌氮物种的分布，导致植物 Patrick 丰富度指数降低。但调查发现常绿落叶阔叶混交林内小生境丰富，异质性高，经统计检验发现样方间的个体数量差距不大进而导致了 Pielou 均匀度指数的增加。相反，常绿阔叶林内土层最厚且分布连续，岩溶石裸露最低，养分含量相对丰富，Patrick 丰富度指数最高，而且适生种，群落优势物种主要以常绿物种占主导，而常绿物种的生物学特性主要以耐阴湿润的生境为主，这也导致了土壤水分与常绿阔叶林物种多样性指数正相关。

本研究结果显示，3 种森林植被功能多样性与岩石裸露率呈显著负相关（表 2）。研究发现 3 种森林植被的岩石裸露率存在明显差异（附录 A），样地内不同样方间的岩石裸露面积大小不一，造成土壤厚度、水分及养分等的聚集效应，进而引起植株个体及性状占领空间分布的不均匀性，导致 3 种森林植被 FEve 功能均匀度指数的变化规律。此外，较高的岩石裸露率限制了植物个体的生长发育，造成样方（群落）内物种数量的减少并限制其功能性状的数值和范围，使得落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林 FRic 功能丰富度指数降低。土壤水溶钙与落叶阔叶林功能多样性显著负相关（表 2）。可能是因为在岩溶石山高钙生境下，环境筛选会使适应特定生境的物种共存，物种的功能性状出现趋同现象，从而降低了落叶阔叶林 FRic 功能丰富度和 FEve 均匀度指数。本研究发现，土壤厚度与常绿落叶阔叶混交林和常绿阔叶林功能多样性显著正相关（表 2）。调查发现常绿落叶阔叶混交林岩石裸露率最高、土层薄且不连续，生境条件差，在有限资源条件下，植物受环境过滤的影响较大，使植物性状发生趋同，从而导致群落内 FRic 功能丰富度指数最低。常绿阔叶林内土层最厚、土壤水分高及养分相对均匀，生境资源丰富，植物多样性也相应更高，意味着群落中植物对生态空间及有限资源的利用更加充分，各物种性状叠加后导致群落整体功能性状上升，故常绿阔叶林 FRic 功能丰富度和 FEve 功能均匀度指数与土壤厚度和土壤含水量呈密切相关。

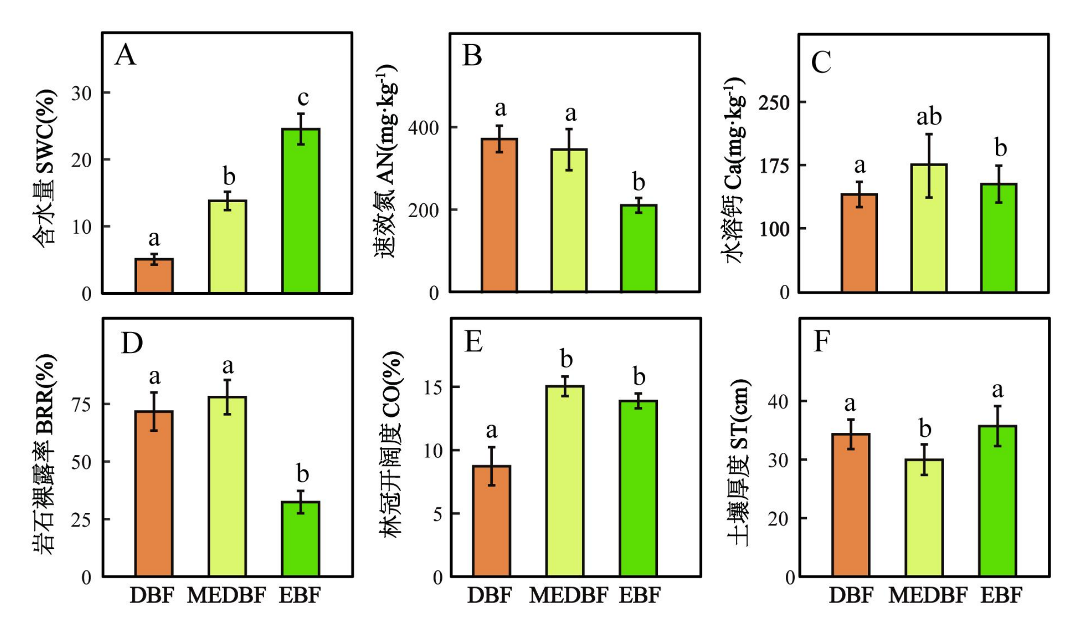
3.4 结论

本研究揭示了岩溶石山不同森林植被物种多样性和功能多样性的变化规律，筛选出影响各森林植被物种多样性与功能多样性的主要因子，为物种多样性和功能多样性关系的研究提供了实例证据，揭示了环境对岩溶石山森林群落物种多样性与功能多样性的影响，为森林经营管理提供重要理论依据。桂林岩溶石山生境条件恶劣，植物群落的生长和繁殖十分困难，加上人为干扰破坏严重，使得岩溶石山森林群落难以发展，亟需对其进行有效保护与恢复重建。由于岩溶石山生态环境脆弱，抗干扰能力弱，植被一旦被破坏，很难自行恢复。因此，

封山育林、加强对现有植被的保护、减少人为干扰、实行植被自然恢复、人工恢复及合理的抚育相结合的措施是保护与恢复岩溶石山地区植被的必要措施。

附录：不同森林植被环境因子的差异

环境因子随岩溶石山 3 种森林植被的变化而变化。其中土壤含水量在 3 种森林植被间呈现出显著性差异（图 S1：A），变化规律为常绿阔叶林＞常绿落叶阔叶混交林＞落叶阔叶林；土壤速效氮和岩石裸露率变化规律一致（图 S1：B，D），即常绿阔叶林显著低于落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林；土壤水溶钙（图 S1：C）在常绿落叶阔叶混交林中最高，但与常绿阔叶林和落叶阔叶林无显著差异性；林冠开阔度（图 S1：E）在落叶阔叶林最低，常绿落叶阔叶混交林和常绿阔叶林无明显差异性；土壤厚度（图 S1：F）在常绿阔叶林最高，落叶阔叶林次之，常绿落叶阔叶混交林最低。



SWC. 土壤含水量；**AN.** 速效氮；**Ca.** 水溶钙；**BRR.** 岩石裸露率；**CO.** 林冠开阔度；**ST.** 土壤厚度。
SWC. Soil water content; **AN.** Available nitrogen; **Ca.** Water-soluble calcium; **BRR.** Rock exposure rate; **CO.** Canopy openness; **ST.** Soil thickness.

图 S1 不同森林植被类型的环境因子

Fig. S1 Environmental factors of different forest vegetation types

参考文献

ALI A, YAN ER, CHEN HY, et al., 2016. Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China [J]. Biogeosciences, 13, 4627-4635

CAO M, PAN P, OUYANG XZ, et al., 2018. Relationship between the composition and diversity of understory vegetation and environmental factors in aerially seeded *Pinus massoniana* plantations [J]. Chin J Ecol, 37(1):1-8. [曹梦，潘萍，欧阳勋志，等，2018.飞播马尾松林林下植被组成、多样性及其与环境因子的关系[J].生态学杂志，37(1)：1-8.]

Clark JS, 2010. Individuals and the Variation Needed for High Species Diversity in Forest Trees [J]. Sci, 327: 1129-1132.

FLYNN DF, MIROTCHNICK N, JAIN M, et al., 2011. Functional and phylogenetic

diversity as predictors of biodiversity－ecosystem－function relationships [J]. Ecol, 92(8): 1573-1581.

HAN TT, TANG X, REN H, et al., 2021. Community/Ecosystem functional diversity: measurements and development [J]. Acta Ecol Sin, 41(8): 3286-3295. [韩涛涛，唐玄，任海，等，2021. 群落/生态系统功能多样性研究方法及展望[J]. 生态学报，41(8)：3286-3295.]

HUANG FZ, DING T, LI XK, et al., 2016. Species diversity for various associations along an altitudinal gradient in the karst seasonal rainforest in Nonggang [J]. Acta Ecol Sin, 36(14): 4509-4517. [黄甫昭，丁涛，李先琨，等，2016. 弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性随海拔的变化[J]. 生态学报，36(14)：4509-4517.]

HUANG RX, XU MF, LIU T， et al., 2020. Environmental interpretation and species diversity of understory vegetation in 5 subtropics forest types [J]. J Southwest For Univ (Natl Sci), 40(2): 53-62. [黄润霞，徐明锋，刘婷，等，2020. 亚热带 5 种森林类型林下植物物种多样性及其环境解释[J].西南林业大学学报(自然科学)，40(2)：53-62.]

LI R, WANG LJ, SHENG MY, et al., 2016. Plant species diversity and its relationship with soil properties in karst rocky desertification succession [J]. J Soil Water Conserv, 23(5): 111-119. [李瑞，王霖娇，盛茂银，等，2016. 喀斯特石漠化演替中植物多样性及其与土壤理化性质的关系[J]. 水土保持研究，23(5)：111-119.]

LIN HL, LIANG SC, YAO YP, et al., 2021. Species composition and environmental analysis of deciduous broad-leaved forests in karst hills of Guilin [J]. Guihaia, 41(5): 758-768. [林红玲，梁士楚，姚义鹏，等，2021.桂林岩溶石山落叶阔叶林种类组成及其环境解释[J].广西植物，41(5)：758-768.]

LIN L, DAI L, LIN ZB, et al., 2021. Plant diversity and its relationship with soil physicochemical properties of urban forest communities in central Guizhou [J]. Ecol Environ, 30 (11): 2130-2141. [林丽，代磊，林泽北，等，2021.黔中城市森林群落植物多样性及其与土壤理化性质的关系[J].生态环境学报，30(11)：2130-2141.]

LIU J, HU ZQ, 2007. The species composition and diversity of mollusca in the middle reaches of Xiang River [J]. Acta Ecol Sin, (3): 1153-1160. [刘俊，胡自强，2007. 湘江中游江段软体动物的种类组成及其多样性[J]. 生态学报，(3)：1153-1160.]

LIU ZX, ZHANG KJ, NAN XN, et al., 2020. Effects of slope aspect gradients on functional diversity of plant community in alpine meadow of Gannan [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 40(8): 1414-1423. [刘旻霞，张国娟，南笑宁，等，2020.甘南高寒草甸坡向梯度对植物群落功能多样性的影响[J].西北植物学报，40(8)：1414-1423.]

MA KP, QIAN YQ, WANG C, 1995. Current situation and development trend of biodiversity research [J]. Sci Technol Rev, (1): 27-30. [马克平，钱迎倩，王晨，1995.生物多样性研究的现状与发展趋势[J].科技导报，(1)：27-30.]

MA ZB, XIAO WF, HUANG QL, et al., 2016. A review of diversity and spatial pattern of forest community [J]. World For Res, 29(3): 35-39. [马志波，肖文发，黄清麟，等，2016.森林群落多样性与空间格局研究综述[J].世界林业研究，29(3)：35-39.]

MASON NWH, MOUILLOT D, LEE WG, et al., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity [J]. Oikos, 111: 112-118.

MOUCHET MA, VILLÉGER S, MASON NWH, et al., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules [J]. Funct Ecol, 24: 867-876.

MOUILLOT D, VILLÉGER S, SCHERER-LORENZEN M, et al., 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality [J]. PLoS ONE, 6(3): e17476.

PAN YF, LI JF, YAO YP, et al., 2021. Changes in plant functional diversity and environmental factors of *Cyclobalanopsis glauca* community in response to slope gradient in karst hills, Guilin [J]. Acta Ecol Sin, 41(11): 4484-4492. [盘远方，李娇凤，姚玉萍，等，2021 a. 桂林岩溶石山青冈群落植物功能多样性和环境因子与坡向的关联研究[J]. 生态学报，41(11)：4484-4492.]

PAN YF, LIANG ZH, LI JB, et al., 2021. Community structure and species diversity of evergreen deciduous broad-leaved mixed forest in karst hills of Guilin [J]. Acta Ecol Sin, 41(6): 2451-2459. [盘远方，梁志慧，李嘉宝，等，2021 b.桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林群落结构与物种多样性[J].生态学报，41(6)：2451-2459.]

PAN YF, ZHUO WH, JIANG Y, et al., 2022. Spatial distribution pattern and correlation analysis of *Cyclobalanopsis glauca* dominant population in karst hills of Guilin [J]. Guihaia: 43(3): 527-535. [盘远方，卓文花，姜勇，等，2023. 桂林岩溶石山青冈优势种群空间分布格局及关联分析[J]. 广西植物，43(3)：527-535.]

PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E. et al., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. Aust J Bot, 61(3): 167-234.

PETCHEY OL, GASTON KJ, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward [J]. Ecol Lett, 9: 741-758.

PETCHEY, OL, GASTON, KJ, 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition [J]. Ecol Lett, 5: 402-411.

SANDRA DÍAZ, MARCELO CABIDO, 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes [J]. Trend Ecol Evolut, 16(11): 646-655.

NAEEM S, 2008. Advancing realism in biodiversity research [J]. Trend Ecol Evol, 8: 414-416.

TAN WN, LUO LJ, NONG SY, et al., 2022. Primary study on species diversity of plant in Guangxi Mulun National Nature Reserve [J/OL]. Guihaia: 1-20. [2023-08-08]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20220421.1125.006.html. [谭卫宁，罗柳娟，农素芸，等，2022. 广西木论国家级自然保护区植物物种多样性初步研究[J/OL].广西植物：1-20. [2023-08-08]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20220421.1125.006.html.]

WANG L, LIN S, LI YH et al., 2019. Relationship between typical canopy structure and understory vegetation diversity in Datong, Qinghai [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39(3): 524-533. [王莉，林莎，李远航，等，2019.青海大通典型林分冠层结构与林下植被物种多样性关系研究[J].西北植物学报，39(3)：524-533.]

WEIGEL R, GILLES J, KLISZ M, et al., 2019. Forest understory vegetation is more related to soil than to climate towards the cold distribution margin of European beech [J]. J Veg Sci, 30(4): 746-755.

XU H, LI YD, LUO TS et al., 2013. Environmental factors correlated with species diversity in different tropical rain forest types in Jianfengling, Hainan Island, China [J]. Chin J Plant Ecol, 37(1): 26-36. [许涵，李意德，骆土寿，等，2013.海南尖峰岭不同热带雨林类型与物种多样性变化关联的环境因子[J].植物生态学报,37(1)：26-36.]

XUE QN, BI RC, YAN M, 2015. Functional diversity of forest communities in Qiliyu, Shanxi [J]. Chin J Ecol, 34 (5): 1307-1312. [薛倩妮，毕润成，闫明，2015. 山西七里峪森林群

落功能多样性[J]. 生态学杂志，34(5)：1307-1312.]

ZHANG JT, FAN LH, 2011. Development of species functional diversity and its measurement methods [J]. Mt Res, 29 (5): 513-519. [张金屯，范丽宏，2011. 物种功能多样性及其研究方法[J]. 山地学报，29(5)：513-519.]

ZHANG ZH, HU G, ZHU JD, et al., 2010. Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China [J]. Ecol Res, 25: 1151-1160.

ZHAO N, LU SW, LI SN, et al., 2018. Study on plant diversity of typical plant communities in Songshan Nature Reserve, Beijing [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(11): 2120-2128. [赵娜，鲁绍伟，李少宁，等，2018.北京松山自然保护区典型植物群落物种多样性研究[J].西北植物学报，38(11)：2120-2128.]

ZHAO Y, WANG BT, 2018. Plant diversity of different forestland in the loess region of western Shanxi Province, northern China [J]. J Beijing For Univ, 40(9): 45-54. [赵耀，王百田，2018.晋西黄土区不同林地植物多样性研究[J].北京林业大学学报，40(9)：45-54.]